

NOUVELLE APPROCHE DES MALADIES VASCULAIRES ET RÉFLEXIONS SUR LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE

par M. MOREAU* et A.M. CATESSON**

RÉSUMÉ. — Rappel succinct des principales données acquises sur les rapports de l'œillet avec son parasite vasculaire spécifique : le *Phialophora cinerescens* et un parasite non pathogène bien que dangereux sur nombreux hôtes : le *Verticillium dahliae*; rôle et évolution des cellules contiguës aux vaisseaux (cellules de contact) dans l'élaboration de la gommose; mise en évidence (grâce au dépouillement informatique des données de microscopie électronique) d'une modulation de la réponse du xylème à l'infection.

La confrontation avec les résultats acquis par d'autres auteurs sur d'autres couples hôtes-parasites aboutit à des réflexions sur : - le fonctionnement du xylème caulinaire et ses perturbations; - la nature et le déroulement des réactions de défense et la grande similitude de leurs séquences.

L'origine possible des inducteurs fongiques de la défense et celle de la défaillance de reconnaissance précoce du parasite spécifique par son hôte sont discutées; en effet, face au *Verticillium*, la réponse est rapide et efficace; face à son agent pathogène, l'œillet oppose une résistance désorganisée et différée.

Ces résultats confirment et complètent des hypothèses récentes sur la spécificité parasitaire, émises à propos de maladies de parenchymes. De nouveaux problèmes sont posés dont la solution pourrait déboucher sur de nouvelles conceptions de lutte.

SUMMARY. — The authors' research has established a basic difference in the reaction of carnation to *Phialophora cinerescens* (P.c.), a specific pathogen, and *Verticillium dahliae* (V.d.), a vascular pathogen of numerous plants but not carnation. Vascular reactions to infection (defence reactions, gummosis) apparently involve the «xylem contact cells». A computerized analysis of electron micrographs of inoculated material shows that the nature of the vascular reaction is modulated by the inoculum introduced into the xylem. These results have been compared with those obtained by other methods in other host-parasite systems.

* Laboratoire de Microbiologie appliquée à l'Agriculture et aux Industries Agro-Alimentaires, Faculté des Sciences et Techniques, Université de Bretagne Occidentale, 29283 Brest Cedex, France.

** Laboratoire de Botanique et de Cytophysiologie Végétale, École Normale Supérieure, 24 rue Lhomond, 75231 Paris Cedex 05, France.

The first conclusion from this comparison is that the behaviour of the xylem is similar to that of parenchymatous cells in relation to fungal parasites which remain intercellular for long periods. These pathogens grow in the apoplast and depend for their nutrition on neighbouring cells. The xylem contact cells have an important role in gum secretion, particularly for vascular defence. The structural specialization of these cells reflects their functional specialization.

The defence reactions of carnation (callose, polyphenols, polysaccharides, lignin) seem to be linked with the appearance of new cellular structures, some apparently secretory, others associated with necrosis. These new structures are comparable with those observed by other authors for various vascular and parenchymatous infections.

Since similar defence reactions are set off by different potential parasites, the fungal inducers must be non-specific. Spores of *V. d.* are highly active in inducing these reactions without germinating, so inducer molecules should presumably be found in the spores themselves.

The different ultimate behaviour of carnation in reaction to *V. d.* and *P. c.* implies some sort of recognition phenomenon. *V. d.* is rapidly detected as undesirable, but *P. c.* spores are not apparently immediately recognized as alien: the fungus is able to germinate, form mycelium and sporulate in the vessels. Various hypothesis can be advanced on the molecules which could be involved in these interactions.

In fact, most of the results obtained on the reaction of carnation to *V. d.* and *P. c.* can be explained by a model similar to that of DE WIT for the specific reactions of tomato leaves to races of *Cladosporium fulvum*. Various questions arise which could have consequences for practical control: 1) what substance(s) does *P. cinerescens* produce to block the defence reactions of carnation; 2) what substances(s) does carnation release to prevent colonization by *V. dahliae*? A better understanding of this second question would be especially useful since *V. dahliae* is a dangerous pathogen with a wide range of crop plants as hosts.

A schematic figure is used to represent the different reactions of carnation xylem and could be applied to other vascular diseases: 1) simple mechanical damage sets off a simple reaction comparable to a single-stage rocket; 2) attack by a non-pathogen sets off a multi-stage rocket which is successfully launched; 3) attack by a specific pathogen sets off the same multi-stage rocket but some of the stages operate less well than others and the launching fails. The attempt is repeated several times up the plant but the result is each time just as unsuccessful.

Parmi les nombreux parasites d'origine tellurique capables d'attaquer l'œillet (MOREAU, 1957 a) nous avons plus particulièrement axé nos travaux sur les parasites vasculaires. Les données acquises récemment, dans des conditions expérimentales très éloignées des modalités naturelles de l'infection, doivent être confrontées aux résultats antérieurement acquis par notre groupe. Elles demandent aussi à être examinées parallèlement aux résultats publiés par divers auteurs sur des modèles impliquant des parasites vasculaires et des parasites de parenchymes.

Cette confrontation nous conduira, dans le présent article, à discuter successivement du fonctionnement du xylème caulinaire, du rôle des cellules de contact dans les réactions de défense de la partie basse de la tige, des causes possibles de la modulation de leur réponse. Nous observerons que, pour l'essentiel, des convergences et des divergences se dégagent dans l'établissement des relations hôte-parasite; c'est ainsi que des hypothèses récentes sur la spécifi-

ité parasitaire, émises à propos de maladies de parenchymes, se voient confortées et complétées. Nous proposerons, pour conclure, un schéma illustrant les différents niveaux de réponse du xylème caulinaire selon le type d'agression auquel il a été soumis.

I. — COMPORTEMENT DE L'ŒILLET FACE A DIVERSES AGRESSIONS VASCULAIRES

Parmi les manifestations pathologiques que le *Phialophora cinerescens* (Wr.) van Beyma provoque chez l'œillet, rappelons les symptômes foliaires classiques de wilt, une intense gommose du xylème caulinaire et, dans certaines conditions, une courbure apicale (MOREAU, 1958; MOREAU et al., 1969). Parallèlement, ce parasite au développement strictement vasculaire pendant la phase extensive de la maladie présente une activité pathogène grave limitée aux *Dianthus* et à quelques genres voisins de Caryophyllacées (MOREAU, 1963; PERESSE et MOREAU, 1969). Dès 1970, le couple Œillet - *Phialophora* (MOREAU, 1970) nous apparaissait, par l'originalité des deux partenaires, constituer un bon modèle pour aborder certains des aspects des relations hôte-parasite vasculaire. Cette opinion se trouvait renforcée quand nous établissions (PERESSE et al., 1971) que ni la présence fortuite, ni l'introduction expérimentale des spores de *Verticillium dahliae* Kleb. dans le xylème caulinaire, ne provoquaient de manifestations pathologiques chez l'œillet. Or, ce parasite est un agent pathogène grave pour de nombreux végétaux. En outre, dans les vaisseaux de l'œillet, les spores ne sont pas tuées mais leur germination est bloquée par les réactions locales de la plante (PERESSE, 1975).

L'étude ultrastructurale du xylème caulinaire de l'œillet après infection par le *Phialophora* révélait le rôle des cellules contiguës aux vaisseaux dans l'élaboration de la gommose (CZANINSKI et al., 1971; MOREAU et al., 1973) et dans l'édification de matériel pariétal (CZANINSKI et al., 1973).

Compte-tenu du comportement symptomatologique différent de l'œillet à l'encontre du *Verticillium* et du *Phialophora*, il devenait intéressant de rechercher si des différences se manifestaient aussi au niveau des infrastructures. L'approche comparative imposait de court-circuiter la barrière naturelle du collet, en partie responsable des longs délais d'apparition des symptômes dans le cas des infections par voie racinaire; les spores furent donc introduites directement par entaille dans la basse tige. Les premiers résultats (MOREAU et al., 1978) mettaient en évidence à la fois dans les deux modèles :

- une grande précocité des réactions; les premières manifestations étaient repérées dès la 6^e heure alors que même avec le mode d'infection brutal utilisé, les premiers symptômes foliaires de phialophorose n'apparaissaient qu'après 3 semaines;

- la mise en place progressive de structures sécrétrices dans les cellules conti-

guës aux vaisseaux, accompagnée par la sortie de métabolites variés participant à l'édification des gommages vasculaires.

Cependant, cette étude se révélait partiellement décevante en ce que, à l'échelle ultrastructurale, elle ne nous permettait pas de matérialiser un fait pathologique pourtant évident : l'œillet résiste efficacement au *Verticillium*; il est, au contraire, particulièrement sensible au *Phialophora*.

Nous avons alors décidé d'examiner, en comparaison avec l'œillet sain témoin, l'évolution (de 6 h à 18 j) des cellules contiguës aux vaisseaux et celle de la gommose vasculaire après 3 types de traumatismes : entaille seule (s. e.), infection par spores de *Verticillium* (i *V. d.*) ou de *Phialophora* (i *P. c.*). Le dépouillement des données fut facilité par l'emploi d'un micro-ordinateur. Nous résumerons succinctement l'essentiel des résultats grâce à l'association microscopie électronique - informatique.

1) Le xylème de l'œillet sain, non traumatisé, possède deux familles de cellules contiguës aux vaisseaux que nous appellerons types initiaux C1 et C2. Elles se distinguent par leur degré de vacuolisation, leur volume mitochondrial, leur distribution. Les C1, hautement vacuolisées, sont rencontrées dans le proto- et le métaxylème; les C2, aux vacuoles plus petites, aux mitochondries plus développées, sont presque exclusivement associées au métaxylème dans lequel il y a environ 70% de C1 contre 30% de C2. En outre, dans chacun de ces types initiaux, 20% environ des cellules renferment des précipités vacuolaires de nature polyphénolique (CATESSON et al., 1982). Il est évident que ces particularités de structures doivent être associées à des différences fonctionnelles.

2) Face à l'agression, les deux types cellulaires initiaux réagissent de façon différente puis ils vont subir, dans des proportions très variables, d'importantes modifications structurales aboutissant à une activité sécrétrice intense (types cellulaires C3 puis C4) ou encore à un état nécrotique (C6). Chez les œillets sains entaillés (s. e.), de nombreuses C1 évoluent en C2, les C4 apparaissent tardivement et en petit nombre. Après infection par le *Verticillium* (i *V. d.*), l'évolution vers le type C4 est très rapide (moins de 48 h) et ces cellules représenteront jusqu'en fin d'essai entre 45 et 60% de l'ensemble. Au contraire, après infection par le *Phialophora* (i *P. c.*), l'évolution des types cellulaires initiaux est retardée; les C4 atteindront au mieux 20% de l'ensemble puis, dès le 5e jour, les C2 deviendront dominantes. C'est seulement chez les i *P. c.* que le type nécrotique C6 est rencontré (MOREAU et CATESSON, 1982 a, b).

Ces modifications ultrastructurales sont associées à des accroissements parfois considérables des surfaces mitochondriales à la fois chez les i *V. d.* et chez les i *P. c.* Si, chez les i *V. d.*, la signification de ce phénomène se justifie (besoins énergétiques nécessaires à assurer des synthèses actives et nombreuses), chez les i *P. c.* la machinerie énergétique tourne « à vide » et l'activité « découplante » de certains métabolites du parasite spécifique se trouve posée; il en sera discuté plus loin.

Ainsi, toutes les évolutions structurales s'effectuent dans des délais différents et leur importance relative est variable selon la nature de l'agression vasculaire. La réponse des cellules contiguës aux vaisseaux est donc modulée (MOREAU et CATESSON, 1981 a, 1982 b).

3) Puisque le rôle des cellules contiguës aux vaisseaux était acquis dans l'élaboration de la gommose, il était intéressant de rechercher les liens éventuels entre l'évolution des structures cellulaires et la genèse des contenus gommeux plus ou moins complexes. Deux séries de phénomènes précoces nous sont apparues importantes : la mobilisation des précipités vacuolaires et la formation de vésicules à « cœur dense ». Leur évolution, comme d'ailleurs les divers critères retenus, concernant l'évolution de la gommose, confirment la modulation de la réponse du xylème selon la nature de l'agression (MOREAU et CATESSON, 1982 b).

II. — REMARQUES SUR LE FONCTIONNEMENT DU XYLEME ET SES PERTURBATIONS

1) Les vaisseaux, au même titre que les parois cellulaires des parenchymes, appartiennent à l'apoplaste. La sève brute constitue une solution nutritive peu concentrée et déséquilibrée. Or, comme dans les modèles que nous avons observés les parasites n'hydrolysent pas les parois de vaisseaux dans lesquels ils s'installent (CATESSON et al., 1972; CATESSON et al., 1979), ceci implique qu'ils soient tributaires, pour la germination des spores et la croissance des hyphes, d'un appoint de nourriture fourni par les cellules vivantes contiguës aux vaisseaux. Ces molécules doivent transiter à travers les parois des punctuations qui sont restées cellulodiques lors de la lignification. Donc la situation est comparable à celle des parasites de parenchymes dont les hyphes demeurent longtemps localisées aux espaces intercellulaires.

Le développement du parasite dans l'apoplaste entraîne, en conséquence, des perturbations de la perméabilité des membranes et des modifications osmotiques au sein des cellules de l'hôte comme le souligne HANCOCK (1981) dans une attaque de parenchyme de *Cucurbita* par *Sclerotinia*. Dans le couple Oeillet/*Phialophora*, le glycopeptide neutre, secrété par le parasite, doit provoquer une altération des structures membranaires des cellules contiguës aux vaisseaux ayant pour conséquence la libération rapide des ions minéraux, sucres, acides aminés, etc.. (PUGIN et al., 1981 et communication personnelle).

2) Il est sûr que le traumatisme de l'entaille, utilisée dans nos récents travaux, perturbe fortement, dans la zone concernée, l'ascension de sève (ZIMMERMAN, 1978). Cependant, les circuits latéraux, notamment la voie symplastique, assurent une relève rapide de la circulation défaillante (DIMOND, 1970) puisque aucune feuille ne flétrit ni aussitôt après l'entaille, ni dans les délais de l'expérience (18 j).

De toutes façons, dans la zone où s'effectuent les observations (entrecœud immédiatement superposé à celui de l'entaille), les cellules bordant les vaisseaux (ou mieux les cellules de contact, selon la terminologie proposée par BRAUN (1964) et SAUTER (1972) demeurent vivantes et réactives. En effet, les résultats obtenus grâce à ce mode opératoire présentent beaucoup d'analogie avec nos résultats antérieurs, même si certaines manifestations pathologiques, observées après infection par les voies naturelles (inoculum au niveau des racines, sans ou avec blessure provoquée), n'ont pas été retrouvées :

- accroissement de la lignification (MOREAU, 1957 b);
- couche protectrice des cellules de contact (CZANINSKI et al., 1973);
- la couche «X» le long des parois vasculaires (CZANINSKI et al., 1971).

La non observation de ces dernières manifestations pourrait avoir plusieurs causes :

- nous avons ici opéré des œillets jeunes et les examens concernent un xylème primaire ou en début de secondarisation; un tissu plus âgé présenterait vraisemblablement quelques réactions complémentaires,
- nous avons limité nos observations à la période qui, dans ce mode opératoire, précède juste l'apparition des premiers symptômes externes chez les *i P. c.*;
- nous avons introduit brutalement, dans la tige, un nombre très important de propagules alors que les infections par les voies naturelles ne les y amènent que progressivement et en petit nombre.

Ces réserves étant faites, la technique utilisée présente, malgré son caractère artificiel, des avantages de divers ordres :

- elle permet de raccourcir considérablement les délais d'incubation, de localiser aisément les propagules infectieuses et de faciliter ainsi une étude ultra-structurale et statistique des stades précoces de l'agression vasculaire;
- elle élimine les barrages naturels du système racinaire; ainsi peuvent être étudiés, d'une manière indépendante, les barrages de défense élaborés par la partie basale de la tige;
- elle porte l'agression dans la zone où normalement s'observe la plus forte gommose (MOREAU et al., 1969). On peut donc s'attendre à des réactions exacerbées. La réactivité intense des tissus à ce niveau a été confirmée par d'autres méthodes d'approche sur l'œillet (augmentation des activités peroxydasiqes, GRISON et al., 1975; GALLOIS et al., 1980) et sur la tomate (augmentation des glucanases et chitinases, PEGG et YOUNG, 1981 a; synthèse maximale de phyto-alexines, HUTSON et SMITH, 1980).
- elle permet ainsi de différencier qualitativement, quantitativement et chronologiquement les réactions des cellules de contact vis-à-vis de 3 niveaux d'agression : le simple stress physique (s. e.), l'infection par un parasite vasculaire non pathogène, bien que polyphage (*i V. d.*), l'infection par l'agent pathogène spécifique (*i P. c.*).

3) Nous avons attiré l'attention, dès 1971 (CZANINSKI et al.) sur le rôle

des cellules de contact dans l'élaboration de la gommose vasculaire; la confirmation de ces résultats nous conduisait à dire (MOREAU et al., 1973) «à ces cellules semble dévolue l'organisation des premières étapes de la résistance du tissu vasculaire à l'infection».

L'importance de ces cellules dans les réactions pathologiques a été depuis confirmée par notre groupe et d'autres chercheurs :

- dans diverses attaques par des agents pathogènes vasculaires : *Ceratocystis* sur Orme (CZANINSKI et al., 1975), *Verticillium* sur Coton (MACE et al., 1976, 1978), *Verticillium* sur Chrysanthème (BRISSON et al., 1977), *Phialophora* sur Tournesol (LE PICARD, 1979), *Fusarium* sur Tomate (BECKMAN et al., 1982);
- dans des infections par des parasites non pathogènes (*Verticillium* sur Oëillet, CATESSON et al., 1976; MOREAU et al., 1978) et même par la flore des racines (BECKMAN et al., 1982);
- dans des gommoses d'origine physiologique (FUJITA et al., 1977; RICKARD et al., 1979);
- dans des stress physiques tel qu'une blessure par entaille.

Dans le xylème sain, les cellules de contact assureraient des transports à courte distance (SAUTER, 1972; SAUTER et al., 1973). De telles propriétés expliqueraient que ces cellules puissent utiliser les réserves tissulaires voisines pour organiser la défense ou, à défaut, répondre aux sollicitations de l'agent pathogène en cours d'installation. Les fonctions que doivent assurer les cellules de contact dans la protection vasculaire apparaissent multiples :

- blocage rapide de la germination des spores (avant 6 h pour le *Verticillium* chez l'œillet), freinage de l'avance mycélienne de l'agent pathogène dans les cultivars tolérants;
- obturation des vaisseaux par des sécrétions variées et/ou par des thylles dans les espèces qui en produisent (la thyllose n'est pas naturelle chez l'œillet);
- infiltration des tissus adjacents par des composés toxiques (polyphénols, phytoalexines, etc.);
- transferts latéraux de sève, court-circuitant les portions de vaisseaux lésées;
- et, comme les autres cellules du parenchyme vasculaire non lignifiées, différenciation de suber de cicatrisation tendant à isoler les parties malades (MOREAU, 1957 a; PERESSE, 1975).

4) Compte-tenu de la diversité des rôles évoqués ci-dessus, il n'est pas étonnant de constater une hétérogénéité structurale des cellules de contact qui possèdent des relations privilégiées avec les vaisseaux. Rappelons l'existence, dans le xylème primaire de l'œillet sain, de deux familles cellulaires (C1 et C2); seules les plus riches en mitochondries (C2) correspondent à la définition des cellules associées aux vaisseaux donnée par CZANINSKI (1977). De plus, dans chacune de ces familles, on peut reconnaître deux sous-groupes (cellules accumulant ou non des polyphénols vacuolaires). Cette hétérogénéité reflète une

spécialisation fonctionnelle. En effet, en cas d'agression, les C2 mobilisent leurs polyphénols vacuolaires avant 24 h; dans ce délai, le nombre des C1 concernées par le stockage reste constant (i *V. d.*) ou s'accroît; la mobilisation des polyphénols de réserve chez les C1 n'est effective que les jours suivants (MOREAU et al., 1982; MOREAU et CATESSON, 1982 b).

Une spécialisation fonctionnelle a été également mentionnée chez le coton où certaines cellules produisent des thylls tandis qu'à d'autres est dévolue la synthèse des terpénoïdes (MACE et al., 1976; MACE et DRAWER, 1981).

III. — NATURE ET DÉROULEMENT DES RÉACTIONS DE DÉFENSE

1) Comme l'usage de nombreuses techniques histochimiques (MOREAU, 1957 b; PERESSE, 1974) et cytochimiques (MOREAU et al., 1978) a permis de l'établir, dans la réaction spécifique Oëillet/*Phialophora*, la défense de l'hôte se matérialise essentiellement par :

- la production de callose;
- l'élaboration de polyphénols et de polysaccharides de plus en plus complexes;
- la synthèse des constituants de la lignine;

ces manifestations étant associées à l'apparition de structures cellulaires nouvelles soit sécrétrices, soit nécrotiques (MOREAU et CATESSON, 1982 a).

Or, ni dans leur nature ni dans leur chronologie, ces manifestations ne paraissent, pour la majorité d'entre elles, originales par rapport aux mécanismes décrits par d'autres auteurs :

- dans le cas d'attaques vasculaires (pour une revue, voir BELL et MACE, 1981 ainsi que BECKMAN et TALBOYS, 1981; BECKMAN, 1981; BECKMAN et al., 1982);

- et même, dans celui de parasites parenchymateux à développement intercellulaire (DE WIT, 1981; HAMMERSCHMIDT et KUC, 1982, HAMMERSCHMIDT et al., 1982).

2) Cependant, parce qu'ils ont facilité l'analyse fine des mécanismes mis en place en réponse à 3 niveaux d'agression, nos récents travaux ont fait ressortir les défaillances du système de l'hôte face à son agent pathogène. Au contraire, l'oëillet se protège très efficacement contre le *Verticillium*, parasite redoutable qui, de toute évidence pourtant, sait déjouer les systèmes défensifs de ses hôtes multiples :

- face au traumatisme physique (s. e.), les réactions sont tardives, accompagnées d'une gommose discrète; pour ce faire, les cellules de contact doivent utiliser des métabolites simples, déjà en réserve ou facilement élaborés;

- face aux deux parasites potentiels (i *V. d.*, i *P. c.*), les réactions présentent à la fois des traits convergents et des divergences.

A. - Analogie entre certains processus de la défense et non-spécificité de ses inducteurs.

Comparées au stress banal, les réactions de défense sont à la fois plus précoces, plus intenses, plus complexes.

a) Dans les heures qui suivent l'agression, nous avons signalé plus haut que deux manifestations indépendantes ont été visualisées : les modifications du métabolisme des polyphénols et l'apparition des vésicules à «cœur dense». Ces dernières ne renferment pas de polysaccharides (contrairement aux vésicules golgiennes) et sont probablement d'origine réticulaire. Fréquentes entre 6 et 48 h, elles pourraient correspondre à la forme de transport de protéines enzymatiques dont plusieurs auteurs signalent, dans des délais de même ordre, l'activation des synthèses (1-3 β glucanase, chitinase et autres glycosidases, PEGG et YOUNG, 1981 a et b; P.A.L., HADWIGER et LOSCHKE, 1981 et réf. citées; peroxydases, DUBOUCHET, communication personnelle; P.P.O., OBRIKOWICZ et KENNEDY, 1981).

Rappelons que, c'est encore face à l'infection qu'apparaissent, en proportions importantes, les types cellulaires sécréteurs associés aux élaborations gommeuses de nature les plus complexes.

b) Si dans nos récentes études aucun contrôle chimique n'a été effectué parallèlement aux observations microscopiques, permettant de préciser la nature des molécules élaborées en réponse à l'agression fongique, nous ne pouvons négliger les données connues concernant le métabolisme des Caryophyllacées et les perturbations observées antérieurement, sur des œillets contaminés.

Cette famille stocke, normalement, dans les vacuoles, des saponines, terpénoïdes dont les qualités détergentes sur les membranes notamment sont réputées; leur rôle dans la défense pourrait être multiple : matériaux de base dans la réponse phytoalexinique, agent d'altération des membranes plasmiques du parasite et même de l'hôte en cas de décompartmentalisation brutale.

Les glucides de réserves sont normalement abondants dans les parenchymes, notamment médullaires. Parmi ceux-ci se rencontrent des galactosides du saccharose originaux (séries du lychnose et de l'isolychnose, COURTOIS et ARIYOSHII, 1962; COURTOIS, 1968). En réponse à l'infection par le *Phialophora*, l'œillet présente d'importantes perturbations du métabolisme glucidique; mentionnons par exemple la disparition des glucides de réserve notamment dans le parenchyme médullaire (MOREAU et al., 1971 et résultats non publiés). Les modifications observées au niveau des ultrastructures du xylème expliquent aisément la mobilisation générale des glucides de réserve.

Parallèlement, tous les tissus malades contiennent une substance hétérosidique (CHOLLET et al., 1971). De telles substances sont considérées représenter la forme circulante des composés phénoliques. Nous écrivions alors que cet hétéroside, apparemment synthétisé dans divers parenchymes de l'hôte malade, pourrait être l'objet, dans le xylème, de réactions enzymatiques aboutissant à la formation et la polymérisation de composés phénoliques oxydés respon-

sables de la coloration intense des tissus gommeux. Nous émettions déjà l'hypothèse que les cellules associées, dont nous venions d'établir l'existence «pourraient jouer un rôle important, sinon dans la synthèse, du moins dans la transformation locale des composés phénoliques».

Nos récents résultats confirment le rôle important mais diversifié des cellules de contact dans le métabolisme phénolique en réponse à l'infection.

En outre, il est clair que l'œillet synthétise des substances fongistatiques de type phytoalexinique face aux spores de divers saprophytes (MOREAU et PERESSE, 1972) et même du *Verticillium*. En effet, ces propagules ne peuvent germer après leur introduction dans la plante alors que ni la sève ni les tissus de l'œillet sain ne contiennent de telles substances inhibant la germination (PERESSE, 1975). Chez la tomate (cr. sensible ou résistant), DE WIT et FLACH (1979) signalent la présence de phytoalexines après attaque du *Cladosporium fulvum* et leur absence après divers stress physiques. Ainsi, dans cet exemple, comme chez l'œillet, les mécanismes de défense les plus élaborés ne semblent pas spécifiques de l'association compatible hôte-parasite mais relèvent plutôt de la présence indésirable d'un champignon dans les tissus.

c) Dans ces conditions, il faut admettre que les molécules d'origine fongique capables d'induire les réactions de défense chez l'hôte doivent être relativement communes. Comme ce sont les spores du *Verticillium* qui déclenchent les réactions rapides des cellules de contact, c'est donc au niveau de ces propagules qu'il convient de rechercher le ou les métabolites responsables.

Divers auteurs suggèrent que les chitosanes, constituants de la paroi, notamment localisés sur les spores de nombreuses espèces fongiques, pourraient jouer ce rôle, d'autant que comme il est rappelé plus haut, les plantes savent produire les enzymes capables d'attaquer de telles molécules. HADWIGER et LOSCHKE (1981) ont présenté des arguments solides en faveur du rôle important que joueraient les chitosanes dans les étapes précoces de la relation hôte-parasite.

Cependant, un trait commun aux parasites vasculaires est de posséder des microconidies à paroi muqueuse. On connaît le rôle de cette **matrice mucilagineuse** dans la protection des spores contre la dessiccation, dans leur dissémination en phase aqueuse, dans leur germination par apport de glucides et acides aminés. Récemment, BERGSTROM et NICHOLSON (1981) ont montré que, chez le *Colletotrichum graminicola*, cette matrice est de nature glycoprotéique (une invertase dans leur modèle) et que sa présence aggrave notablement les symptômes d'antracnose. Ils ont émis l'hypothèse qu'un tel mécanisme pourrait concerner les myxospores de nombreux parasites.

Enfin, les microconidies de divers agents pathogènes présentent, dans leur cytoplasme, un **globule réfringent** possédant plusieurs des activités enzymatiques reconnues, par ailleurs, aux lysosomes (PUJARNISCLE, 1971). Ces globules disparaissent en cours de germination, leur contenu ayant vraisemblablement un rôle transitoire indispensable aux remaniements multiples qui, en quelques heures, permettent à la spore d'édifier la jeune hyphe germinative. Cependant,

certaines de ces enzymes pourraient altérer des constituants pariétaux ou membranaires des cellules de l'hôte contre lesquelles les spores infectieuses sont accolées et ainsi provoquer le déclenchement de la défense.

B - Divergences du comportement et problèmes de reconnaissance du parasite par l'hôte.

Tous les éléments récemment analysés (MOREAU et al., 1982 a, b) établissent que :

- les deux familles de cellules de contact présentes dans le xylème caulinair d'œillets sains assurent des fonctions différentes, lors de leur mise en alerte et que déjà elles semblent distinguer, par leur comportement, les spores des deux parasites potentiels;
- elles modulent ensuite la nature et l'intensité de leur réponse :
- dans le système efficace, contre le *Verticillium*, la réponse est locale, précoce, intense et coordonnée;
- face à l'agent pathogène, si la réponse à terme est intense et généralisée, elle est partiellement différée et constamment désordonnée.

Ceci suggère que les spores du *Verticillium* sont **rapidement identifiées comme étrangères**; leur germination est bloquée pendant que sont progressivement mises en place les diverses étapes de la défense (lecture séquentielle des gènes incriminés dans la réponse à l'infection). Les spores restent toutefois vivantes pendant plusieurs semaines puisque, si la tige d'œillet infectée est sectionnée et les fragmentsensemencés sur milieu gélosé, des thalles se développent (PERESSE et al., 1971). Cette observation établit que le **blocage, de nature fongistatique et non fongicide, dépend du respect de l'intégrité des corrélations** de la plante et sous-entend la synthèse permanente de la (ou des) molécule(s) inhibitrice(s) concernée(s).

Si la présence massive de spores de *Phialophora* dans un élément de vaisseau entraîne leur non-germination et une nécrose rapide des cellules voisines, il en va tout autrement des spores isolées. Les **spores isolées ■ semblent pas reconnues par l'hôte comme potentiellement dangereuses.**

Plusieurs auteurs ont récemment attiré l'attention sur l'existence d'une communauté antigénique entre les glycoprotéines accrochées à la paroi cellulaire de l'hôte et celles présentes sur les propagules de plusieurs de leurs parasites spécifiques, ce qui pourrait justifier une défaillance dans l'identification (C.R.A. = Cross Reactive Antigènes, DE VAY et al., 1981; C.R.M. = Cross Reactive Material, ETZLER, 1981). Or, le glycopeptide neutre isolé des filtrats de culture du *Phialophora* (PUGIN et DUBOUCHET, 1978) a été retrouvé dans le mycélium et les spores (PUGIN, communication personnelle) ainsi que dans les œillets malades (PUGIN et al., 1979). Parallèlement, un composé ayant des propriétés chromatographiques et électrophorétiques semblables a été identifié, en faible quantité, dans les œillets témoins (PUGIN, communication personnelle). Le glycopeptide neutre du *Phialophora* pourrait appartenir à une glycoprotéine pariétale du parasite présentant une affinité structurale avec un des constituants

pariétaux de l'œillet, justifiant ainsi une défaillance au niveau de l'identification précoce de l'agent pathogène.

Une autre observation semble établir un parallélisme entre la teneur en glycopeptide et l'intensité du pouvoir pathogène du *P. cinerescens* : lors d'une étude portant sur la variation sectorielle de divers isolats, TIRILLY (1976) a obtenu un variant peu pathogène en infection expérimentale; or les filtrats de culture contenaient beaucoup moins de glycopeptide que la souche dont ce variant était issu (PUGIN, TIRILLY et al., 1979).

Rappelons en outre que ce glycopeptide provoque une perturbation rapide de la perméabilité membranaire, ce qui, grâce à la sortie de métabolites utiles, facilite le démarrage des processus de germination. Durant la phase prégerminative (10 h environ, selon MOREAU et AUZOLLE, 1964), nous assistons à une discordance des étapes précoces de la réponse : alors que la production de vésicule à « cœur dense » est comparable chez les œillets infectés par le *Phialophora* à ce qu'elle est chez ceux infectés par le *Verticillium*, le métabolisme des polyphénols, au contraire, ne paraît pas plus actif qu'à l'encontre de la simple blessure. Quand les premières hyphes germinatives, issues de spores isolées, émergent, la coordination de la défense n'a pas été réalisée. Le parasite va pouvoir poursuivre son installation et exciter, le long des vaisseaux qu'il envahit, de nouvelles cellules de contact. Il émet ensuite (vers le 10^e jour), des conidies de seconde génération véhiculées à distance par la sève et, au sein des nouveaux foyers infectieux, sont enclenchés les mêmes processus d'où l'accélération exponentielle de la gommose.

Signalons que, parmi les filaments présents dans les vaisseaux, PERESSE (1975) observe deux types d'hyphes : les unes à fort calibre, à paroi épaisse et colorée; les autres grêles, peu ramifiées, s'insinuant au travers des ponctuations et « assurant probablement une progression rapide du parasite ». Or, plusieurs auteurs ont lié la réussite de l'infection à la présence d'hyphes plus ou moins isolées échappant aux mécanismes de défense (BIRD et RIDE, 1981). Pour HADWIGER et LINE (1981), il s'agirait d'hyphes secondaires contenant peu de chitosanes. Récemment encore, MUIRHEAD et DEVERALL (1981) signalent la production, par le *Colletotrichum musae*, d'appressoria et d'hyphes hyalins ou bruns à comportements différents dans les tissus de la banane : les premiers végètent dans les tissus immatures où les réactions sont importantes, les seconds, d'abord dormants, présentent une rapide croissance dès que la maturation du fruit entraîne l'effondrement des capacités de défense des tissus.

Les deux types de mycéliums du *Phialophora* ont des constitutions pariétales différentes : la présence ou l'absence de pigments mélaniques le matérialise. Ces deux types de mycéliums joueraient des fonctions différentes; aux filaments hyalins et aux conidies secondaires, mal identifiées par l'hôte, serait dévolue l'attaque avancée, sorte de « guérilla subversive » usant, désorganisant la défense après quoi l'autre mycélium représenterait la phase finale et massive de l'invasion. Cette hypothèse d'ailleurs justifierait une des caractéristiques du parasitisme du *Phialophora* : la très grande durée de l'incubation (2 à trois mois)

entre la contamination par les voies naturelles et l'expression des premiers symptômes foliaires.

IV. — TENTATIVES D'EXPLICATION DE LA SUSCEPTIBILITÉ D'UN HÔTE A SON PARASITE SPÉCIFIQUE

1) Dans notre modèle, la réponse au parasite spécifique se traduit par des blocages, des freinages ou des déviations des voies de biosynthèses normalement mises en place en réponse à l'agression fongique. Dans certains freinages et déviations, le glycopeptide neutre dont nous avons déjà fait mention pourrait intervenir car plusieurs types d'activités, paradoxalement non spécifiques, lui sont déjà reconnus :

— d'une part, il se comporte, sur des cultures de cellules isolées d'Érable, comme un agent découplant (PUGIN, résultats en cours de rédaction). Cette activité n'est sans doute pas sans rapport avec l'accroissement considérable dans les cellules de contact, des surfaces mitochondriales non suivi d'effet;

— d'autre part, il présente une activité inhibitrice de croissance sur les matériels-tests normalement utilisés au laboratoire pour mesurer ce type d'activité. Parallèlement, il freine la croissance de jeunes plants d'œillets et semble lié au symptôme pathologique de courbure apicale que nous avons décrit depuis longtemps (PUGIN et al., 1975; PUGIN et DUBOUCHET, 1978 et résultats en cours de rédaction).

2) Nous apporterons un autre élément qui nous paraît fondamental au débat. De nombreux travaux concernant des parasites spécifiques font état d'une part de leurs exigences nutritives «in vitro» et d'autre part de la nécessité de les transférer régulièrement sur leur hôte au risque de voir s'effondrer rapidement leur activité pathogène. Or, le caractère de virulence du *P. cinerescens* à l'égard de son hôte est remarquablement stable. Des isolats maintenus de nombreuses années à l'état saprophytique sur milieu nutritif synthétique (Czapek-Dox), sans passage sur œillet, se montrent, lors d'infections expérimentales, tout aussi pathogènes que des isolats récents (MOREAU, PERESSE et al., 1971). Ces faits établissent que le *Phialophora* ne présente aucune exigence nutritive particulière justifiant de son parasitisme et permettent en outre de penser que l'une au moins des molécules associées à sa virulence spécifique serait solidement associée à son génôme. Il se pourrait qu'elle appartienne aux métabolites indispensables soit à la constitution soit aux activités biologiques normales du parasite.

3) Récemment, DE WIT (1981) a proposé, dans le cas de l'attaque du parenchyme foliaire de la tomate par le *Cladosporium fulvum*, un nouveau modèle pour interpréter la spécificité parasitaire. Selon cet auteur, les relations hôte/parasite potentiel feraient intervenir normalement des interactions non spécifiques entre des éliciteurs d'origine fongique et des récepteurs de l'hôte; l'en-

semble des processus de la réaction hypersensible efficace seraient ainsi déclenchés. C'est ce que nous avons observé lorsque l'œillet est infecté par le *Verticillium* où le type cellulaire C4 devient vite et reste dominant dans la zone agressée avec, en corollaire, une mise hors usage rapide mais limitée dans l'espace, de vaisseaux.

Pour DE WIT, la spécificité parasitaire impliquerait, en outre, chez le champignon, la présence de gènes de virulence (V) et chez l'hôte des gènes correspondants de susceptibilité (S). Selon cette conception, il n'est pas nécessaire de faire appel à des besoins nutritifs complexes pour justifier d'une activité pathogène mais de posséder le ou les gènes qui bloquent chez l'hôte considéré le processus général de défense. «To become a pathogen, a microorganism has to have a gene for virulence that codes for a blocker which is recognized by a blocker receptor, the product of the gene for susceptibility by which means the general defence reaction is blocked». C'est une situation comparable que nous avons rencontrée chez l'œillet infecté par son *Phialophora*.

4) L'étude des maladies vasculaires implique encore qu'on réfléchisse sur une meilleure efficacité des moyens de lutte. Or quelques questions découlent des résultats précédents et leur apporter une réponse pourrait orienter vers la conception de nouvelles méthodes de lutte.

Quelle(s) est (sont) la (les) substance(s) émise(s) précocement par le *P. cinerescens* qui perturbe(nt) le déclenchement normal de la réaction de défense de l'œillet ?

Précisons que, en infection artificielle, même les cultivars de Tournesol sensibles au *Phialophora asteris* f. sp. *helianthi* (LE PICARD, 1979) présentent une résistance absolue vis-à-vis du *P. cinerescens*.

Quelle(s) est (sont) la (les) substance(s) élaborée(s) par l'œillet qui bloque(nt) l'installation du *V. dahliae* ?

Cette seconde question nous paraît plus importante que la précédente compte tenu de la polyphagie remarquable de ce parasite dont nous savons qu'il s'attaque indistinctement à des plantes Monocotylédones ou Dicotylédones, herbacées ou ligneuses, annuelles ou pérennes. Ceci implique que le *Verticillium dahliae* sache fausser la mise en route des réactions de défense chez de nombreux hôtes.

Or la résistance opposée par l'œillet au *Verticillium* apparaît originale vis-à-vis des cas normalement étudiés. Elle n'est comparable :

- ni à la résistance offerte aux saprophytes banaux ou aux parasites de faible blessure que tout végétal physiologiquement en bonne santé sait rejeter;
- ni mieux à celle présentée à d'autres parasites vasculaires qui, tel le *Fusarium oxysporum*, possèdent non seulement des formes spécialisées mais encore des races propres à tel ou tel cultivar.

La particularité des agents de verticilliose réside dans :

la diversité des genres, des espèces, des cultivars qu'un même isolat peut parasiter;

l'existence d'une symptomatologie partiellement différente selon les

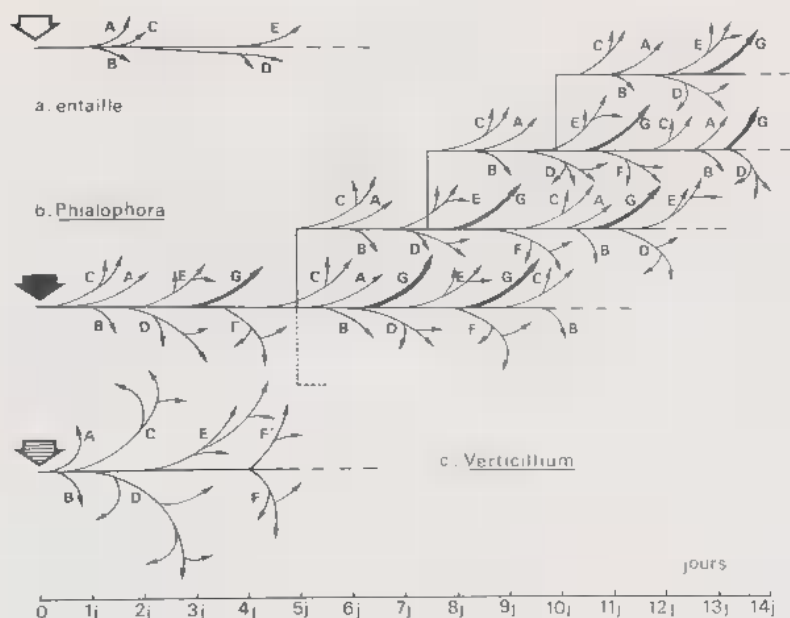


Fig. 1. — Interprétation schématique des réactions d'un xylème caulinnaire à divers types d'agression (modèle Oeillet).

- a) stress physique (entaille)
- b) infection par parasite vasculaire spécifique (*Phialophora cinerescens*);
- c) infection par parasite vasculaire non pathogène (*Verticillium dahliae*).

L'axe des abscisses donne la notion de temps.

Les axes centraux de chacun des schémas donnent une idée de la répartition, dans l'hôte, des mécanismes de défense. En a) et c) : axes courts; les réactions sont limitées dans le temps (5 j environ) et dans l'espace (vaisseaux directement agressés et vaisseaux limitrophes). En b) : les axes longs et régulièrement divisés symbolisent l'extension des réactions : elles sont suscitées par les spores en germination, l'ascension des hyphes mycéliennes, leur passage progressif dans les vaisseaux voisins, la dissémination des spores de 2^{ème} génération (dès le 10^e jour), etc..

A et B symbolisent les métabolites banals mobilisés pour la défense déjà par les types cellulaires initiaux.

C symbolise les synthèses précoces consécutives à l'agression (protéines notamment enzymatiques).

D symbolise l'édification d'infrastructures cellulaires nouvelles.

E et F symbolisent les synthèses nouvelles résultant notamment de la mise en place des structures sécrétrices.

G symbolise les structures nécrotiques (seulement observées en b) dans le modèle pris en exemple).

Le point de départ des flèches, leur inclinaison par rapport à l'axe central, donnent une idée de la précocité relative des réactions. Leur longueur, le degré de ramification symbolise l'importance et la complexité relative des phénomènes qu'elles représentent.

hôtes (prédominance de la gommose vasculaire, de la décoloration foliaire, du wilt...).

Cette diversité de comportement du *Verticillium* signifie peut-être que, selon l'hôte, il puisse perturber la défense à différents niveaux donc atteindre prioritairement telle ou telle cible plus accessible.

Pour rendre le débat plus imagé, on peut dire que le *Verticillium* possède une «clef passe-partout» qui sait ouvrir les «serrures de sûreté» chez de nombreuses plantes. On connaît la complexité des reliefs (négatifs et positifs) que doivent posséder en commun une «serrure de sûreté» et sa «clef»; un «passe-partout» efficace doit être la réplique de la majorité des reliefs des serrures qu'il doit ouvrir. Il se révèle cependant incapable de violer le code de sécurité de l'œillet.

CONCLUSION

La figure 1 tente d'illustrer les différences de comportement du xylème de l'œillet face à l'agression.

Les réactions au simple stress (a) sont tardives et simples; elles sont plus précoces et plus élaborées après l'infection par le *Verticillium* (c). Ici, alors que les premières étapes de défense se mettent en place, pratiquement en même temps, sont débloqués les gènes qui assurent le départ de nouvelles biosynthèses plus performantes. Rappelons que le type cellulaire C4 est dominant en cas de résistance active, efficace.

La défense est désorganisée à l'encontre du *Phialophora* (b) et, si globalement les réactions (dont la gommose vasculaire) apparaissent incomparablement plus importantes, ce n'est dû qu'à l'invasion progressive des vaisseaux par l'agent pathogène.

Nous pourrions, en nous référant encore à des données familières à tous, assimiler :

- le simple stress : à la mise à feu d'une unique fusée à un étage;
- l'infection par un parasite non pathogène (le *Verticillium*) : à la mise à feu d'une unique fusée à plusieurs étages dont le lancement est réussi;
- l'infection par un agent pathogène spécifique (le *Phialophora*) correspond encore au lancement d'une fusée à plusieurs étages mais les uns fonctionnent bien, d'autres imparfaitement, d'où l'échec. Alors d'autres mises à feu sont tentées mais elles sont sanctionnées par les mêmes échecs.

Nous considérons que cette représentation schématique s'adapte à d'autres exemples de relations hôte/parasite vasculaire.

BIBLIOGRAPHIE

- BECKMAN C.H., 1981 — The succession of interactions between host plants and vascular parasites. *3rd Int. Verticillium Symposium*, Bari, 15.
- BECKMAN C.H. et TALBOYS P.W., 1981 — Anatomy of resistance, in MACE M.E., BELL A.A., BECKMAN C.H., *Fungal wilt diseases of plants*, Academic Press, 487-521.
- BECKMAN C.H., MUELLER W.C., TESSIER B.J. et HARRISSON N.A., 1982 — Recognition and callose deposition in response to vascular infection in *Fusarium* wilt-resistant or susceptible tomato plants. *Physiol. Pl. Pathol.*, 20 : 1-10.
- BELL A.A. et MACE M.E., 1981 — Biochemistry and physiology of resistance, in MACE M.E., BELL A.A., BECKMAN C.H., *Fungal wilt diseases of plants*, Academic Press, 431-486.
- BEGSTROM G.C. et NICHOLSON R.L., 1981 — Invertase in the spore matrix of *Colletotrichum graminicola*. *Phytopathol. Zeitsch.*, 102 : 139-147.
- BIRD P.M., RIDE J.P., 1981 — The resistance of wheat to *Septoria nodorum*; fungal development in relation to host lignification. *Physiol. Pl. Pathol.*, 19 : 289-299.
- BRAUN H.J., 1964 — Zelldifferenzierung im Holzstrahl. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 77 : 355-367.
- BRISSON J.D., PETERSON R.L., ROBB J., RAUSER W.E. et ELLIS E.B., 1977 — Correlated phenolic histochemistry using light, transmission and scanning microscopy, with examples taken from phytopathological problems. *Scanning Electron Microscopy*, 2 : 667-676.
- CATESSON A.M., CZANINSKI Y., PERESSE M. et MOREAU M., 1972 — Modifications des parois vasculaires de l'œillet infecté par le *Phialophora cinerescens* (Wr.) van Beyma. *C. R. Acad. Sci., Paris, D*, 275 : 827-829.
- CATESSON A.M., CZANINSKI Y., PERESSE M. et MOREAU M., 1976 — Secrétions intravasculaires de substances «gommeuses» par les cellules associées aux vaisseaux en réaction à une attaque parasitaire. *Bull. Soc. Bot. France*, 123 : 93-107.
- CATESSON A.M., CZANINSKI Y., MOREAU M. et PERESSE M., 1979 — Conséquences d'une infection vasculaire sur la maturation des vaisseaux. *Rev. de Mycol.*, 43 : 239-243.
- CATESSON A.M., MOREAU M. et DUVAL J.C., 1982 — Distribution and ultrastructural characteristics of vessel contact cells in carnation stems. *I.A.W.A. Bulletin*, n. s., 3 (1) : 11-14.
- CHARUDATTAN R. et DE VAY J.E., 1981 — Purification and partial characterization of an antigen from *Fusarium oxysporum* f. sp. *vasinfectum* that cross-reacts with antiserum to cotton (*Gossypium hirsutum*) root antigens. *Physiol. Pl. Pathol.*, 18 : 289-295.
- CHOLLET M.M., MOREAU M. et PERESSE M., 1971 — Sur l'apparition d'une substance hétérosidique dans les tiges d'œillets infectés par le *Phialophora cinerescens* (Wr.) van Beyma. *C.R. Acad. Sci., D*, 273 : 2534-2537.
- COURTOIS J.E., 1968 — Quelques aspects du métabolisme du galactose chez les végétaux supérieurs. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 115 : 309-344.
- COURTOIS J.E. et ARIYOSHI U., 1962 — Les galactosides du saccharose des racines d'œillet. *Bull. Soc. Chim. Biol.*, 44 : 23-29.
- CZANINSKI Y., 1977 — Vessel-associated cells. *I.A.W.A. Bull.* 3 : 51-55.
- CZANINSKI Y., CATESSON A.M., MOREAU M. et PERESSE M., 1973 — Élaboration de matériel pariétal par des cellules associées aux vaisseaux en réponse à l'infection de l'œillet par le *Phialophora cinerescens* (Wr.) van Beyma. *C.R. Acad. Sci. Paris, D*,

277 : 405-407.

- CZANINSKI Y., PERESSE M., CATESSON A.M. et MOREAU M., 1971 — Modifications ultrastructurales du xylème de l'œillet infecté par le *Phialophora cinerescens* (Wr.) van Beyma. *C.R. Acad. Sci., Paris, D*, 273 : 1576-1579.
- CZANINSKI Y., POMERLEAU R. et MOREAU M., 1975 — Ultrastructure du xylème de l'orme atteint par le *Ceratocystis ulmi* (Buis.) C. Moreau. *C.R. Acad. Sci., D*, 280 : 853-856.
- DIMOND A.E., 1970 — Biophysics and biochemistry of the vascular wilt syndrome. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 8 : 301-322.
- DE VAY J.E., WAKEMAN R.J., KAVANAGH J.A. et CHARUDATTAN R., 1981 — The tissue and cellular location of a major cross reactive antigen shared by cotton and soil-borne fungal parasites. *Physiol. Pl. Pathol.*, 18 : 59-66.
- DE WIT P.J.G.M., 1981 — Physiological studies on cultivar specific resistance of tomato plants to *Cladosporium fulvum*. These, Wageningen, 128 p.
- DE WIT P.J.G.M. et FLACH W., 1979 — Differential accumulation of phytoalexins in tomato leaves but not in fruits after inoculation with virulent and avirulent races of *Cladosporium fulvum*. *Physiol. Pl. Pathol.*, 15 : 257-267.
- ETZLER M.E., 1981 — Are lectins involved in plant fungus interactions? *Phytopathology*, 71 : 744-746.
- FUJITA M., SHOJII Y. et HARADA H., 1977 — Vessel blockages by gum in *Albizia julibrissin* Durazz. and *Prunus jamasakura* Sieb. *Bull. of the Kyoto University Forests*, 49 : 116-121.
- GALLOIS T., PUGIN A., PERESSE M. et DUBOUCHET J., 1980 — Local and distant effects of *Phialophora cinerescens* on soluble and cell wall bound isoperoxidases in *Dianthus caryophyllus*. *Phytopathol. Zeitsch.*, 49 : 215-228.
- GRISON R., GALLOIS T., CHAPPET A., DUBOUCHET J. et PERESSE M., 1975 — Variations du niveau d'activité d'une peroxydase acide le long de la tige de l'œillet sain ou expérimentalement infecté par le *Phialophora cinerescens* (Wr.) van Beyma. *C.R. Acad. Sci., D*, 281 : 131-134.
- HADWIGER L.A. et LINE R.F., 1981 — Hexosamine accumulations are associated with the terminated growth of *P. striiformis* on wheat isolines. *Physiol. Pl. Pathol.*, 19 : 249-255.
- HADWIGER L.A. et LOSCHKE D.C., 1981 — Molecular communication in host-parasite interactions : hexosamines polymers (chitosan) as regulator compounds in race specific and other interactions. *Phytopathology*, 71 : 756-762.
- HAMMERSCHMIDT R. et KUC J., 1982 — Lignification as a mechanism for induced systemic resistance in cucumber. *Physiol. Pl. Pathol.*, 20 : 61-71.
- HAMMERSCHMIDT R., NUCKLES E.M. et KUC J., 1982 — Association of enhanced peroxidase activity with induced systemic resistance of cucumber to *Colletotrichum lagenarium*. *Physiol. Pl. Pathol.*, 20 : 73-82.
- HANCOCK J.G., 1981 — Osmotic conditions influence estimation of passive permeability changes in diseased tissues. *Physiol. Pl. Pathol.*, 18 : 117-122.
- HUTSON R.A. et SMITH I.M., 1980 — Phytoalexins and tylose in tomato cultivars infected with *Fusarium oxysporum lycopersici* and *Verticillium albo-atrum*. *Physiol. Pl. Pathol.*, 17 : 245-257.
- LE PICARD D., 1979 — La phialophorose du Tournesol. Comparaison avec d'autres maladies vasculaires. Thèse Doct. 3e cycle, Univ. Rennes, 62 p.
- MACE M.E., 1981 — Phytoalexin synthesis by biochemically specialized paravascular

- parenchyma cells in cotton stem. *Phytopathology*, 71 : 238.
- MACE M.E., BELL A.A. et BECKMAN C.H., 1976 — Histochemistry and identification of disease induced terpenoid aldehydes in *Verticillium* wilt-resistant and susceptible cottons. *Can. J. Bot.*, 54 : 2095-2099.
- MACE M.E., BELL A.A. et STIPANOVIC R.D., 1978 — Histochemistry and identification of flavanols in *Verticillium* wilt-resistant and -susceptible cottons. *Physiol. Pl. Pathol.*, 13 : 143-149.
- MACE M.E. et DRAWER P.O., 1981 — Phytoalexin synthesis by biochemically specialized paravascular parenchyma cells in cotton stem. *Phytopathology*, 71 : 238.
- MOREAU M., 1957 a — Le dépérissement des Oëillets. *Encyclopédie mycologique*, 30, 309 p. Lechevalier Edit., Paris.
- MOREAU M., 1957 b — Évolution du complexe lignifiant de l'Oëillet cultivé sous les attaques du *Phialophora cinerescens*. *Rev. de Mycol.*, 22 : 155-165.
- MOREAU M., 1958 — Les maladies de dépérissement de l'Oëillet. *Ann. Soc. Nat. Hort. Fr.*, 4 : 370-374.
- MOREAU M., 1963 — Recherche systématique du *Phialophora cinerescens* (Wr.) van Beyma dans les tissus de Caryophyllacées expérimentalement infectées. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 49 : 862-865.
- MOREAU M., 1970 — La verticilliose de l'oëillet : un modèle intéressant pour aborder les rapports hôte-parasite dans les maladies vasculaires. *L'Horticulture Française*, 1 : 19-28.
- MOREAU M. et AUZOLLE F., 1964 — Conditions thermiques favorables à la croissance linéaire et à la germination du *Phialophora cinerescens* (Wr.) van Beyma. *Ann. Sc. Nat., Bot.* 5 : 773-782.
- MOREAU M. et CATESSON A.M., 1981 a — Mise en évidence d'une modulation de la réponse selon la nature de l'agression vasculaire chez l'oëillet. *Coll. Soc. Fr. Phytopathol.*, 7-9 mai 1981, Brest.
- MOREAU M. et CATESSON A.M., 1981 b — Behaviour of the cells of the xylem parenchyma after a vascular stress. *3rd Int. Verticillium Symposium, Bari*, 45.
- MOREAU M. et CATESSON A.M., 1982 a — Modulation of xylem response depending on the nature of the vascular aggression. 1st part : evolution of the cells lining the vessels. (Soumis pour publication *Phytopathol. Zeitsch.*).
- MOREAU M. et CATESSON A.M., 1982 b — Modulation of xylem response depending on the nature of the vascular aggression. 2nd part : early secretion processes and genesis of gummosis. (En cours).
- MOREAU M., CATESSON A.M. et DUVAL J.C., 1982 — Réponse des cellules contiguës aux vaisseaux selon la nature de l'agression. (Accepté pour publication aux C.R. Acad. Sci., séance du 8 fév. 1982).
- MOREAU M., CATESSON A.M., PERESSE M. et CZANINSKI Y., 1978 — Dynamique comparée des réactions cytologiques du xylème de l'oëillet en présence de parasites vasculaires. *Phytopathol. Zeitsch.*, 91 : 289-306.
- MOREAU M., CHOLLET M.M. et PERESSE M., 1971 — Étude comparée des glucides solubles et membranaires chez des oëillets sains ou expérimentalement infectés par le *Phialophora cinerescens* (Wr.) van Beyma. *Mycopathol. Mycol. Appl.*, 43 : 289-296.
- MOREAU M., CZANINSKI Y., CATESSON A.M. et PERESSE M., 1973 — Les cellules associées aux vaisseaux, siège des réactions de défense contre l'agression parasitaire dans les tissus du xylème de l'oëillet. *C.R. Acad. Sci. Paris, D.* 277 : 1017-1020.
- MOREAU M. et PERESSE M., 1972 — Aptitude comparée des spores de quelques champi-

- gnons non pathogènes et du *Phialophora cinerescens* à atteindre directement les vaisseaux caulinaires de l'oëillet. *Rev. de Mycol.* 36 : 175-184.
- MOREAU M., PERESSE M. et EL MAHJOUR M., 1971 - Pouvoir pathogène de différents isolats de *Phialophora cinerescens* (Wr.) van Beyma vis-à-vis de l'oëillet. *C. R. Soc. Biol.*, 165 : 2415-2418.
- MOREAU M., PERESSE M. et MOREAU C., 1969 - Observations récentes sur la verticilliose de l'oëillet. *Ann. Phytopathol.* 1, n° h. s. (2e congrès Union Phytopathologique Méditerranéenne, Avignon-Antibes, 21-27 sept. 1969) : 237-242.
- MUIRHEAD I.F. et DEVERALL B.J., 1981 - Role of appressoria in latent infection of banana fruit by *C. musae*. *Physiol. Pl. Pathol.* 19 : 77-84.
- OBRIKOWICZ M. et KENNEDY G.S., 1981 - Phenolic ultracytochemistry of tobacco cells undergoing the hypersensitive reaction of *Pseudomonas solanacearum*. *Physiol. Pl. Pathol.*, 18 : 339-344.
- PEGG G.F. et YOUNG D.H., 1981 a - Changes in glycosidase activity and their relationship to fungal colonization during infection of tomato by *Verticillium albo-atrum*. *Physiol. Pl. Pathol.*, 19 : 371-382.
- PEGG G.F. et YOUNG D.H., 1981 b - Purification and characterization of 1-3 β glucan hydrolase from healthy and *Verticillium albo-atrum* infected tomato plants. *Physiol. Pl. Pathol.* 19 : 391-417.
- PERESSE M., 1974 - Modifications cytologiques dans le xylème de tiges d'oëillets expérimentalement infectées, au cours de l'installation du *Phialophora cinerescens* (Wr.) van Beyma. *Phytopathol. Z.*, 79 : 35-46.
- PERESSE M., 1975 - Relations hôte-parasite dans les trachéomycoses. Quelques-uns de leurs aspects dans le modèle Oëillet-*Phialophora cinerescens* (Wr.) van Beyma. Thèse Doctorat d'État, Univ. Bretagne Occidentale, 200 p.
- PERESSE M. et MOREAU M., 1969 - Susceptibilité de diverses Caryophyllacées à la verticilliose. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, 55 : 1277-1280.
- PERESSE M., MOREAU M. et EL MAHJOUR M., 1971 - Aptitude parasitaire du *Verticillium dahliae* Kleb. vis-à-vis de l'oëillet. *C. R. Soc. Biol.*, 165 : 1873-1786.
- PUGIN A. et DUBOUCHET J., 1978 - Activité du filtrat de culture de *Phialophora* sur de jeunes oëillets. Isolement de deux effecteurs de croissance. *Phytopathol. Zeitsch.*, 93 : 258-273.
- PUGIN A., DUBOUCHET J. et GUIGNARD E., 1975 - Effets de quelques métabolites élaborés par le *Phialophora cinerescens* (Wr.) van Beyma sur la croissance de la racine de Lentille. 99e Congr. Nat. Soc. Savantes, Besançon, 25-29 mars 1974.
- PUGIN A., GALLOIS T., PERESSE M. et DUBOUCHET J., 1979 - Présence de deux glycopeptides du *Phialophora cinerescens* dans la tige d'Oëillet expérimentalement infecté. *Phytopathol. Zeitsch.*, 96 : 172-184.
- PUGIN A., KURKJIAN A. et GUERN J., 1981 - Effets d'un glycopeptide du *Phialophora cinerescens* sur l'exsorption de protons et l'absorption du potassium par les cellules d'*Acer pseudoplatanus*. Interactions avec la fusicoccine. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 292 : 957-960.
- PUGIN A., TIRILLY Y. et GUIGNARD-PHILIPPE E., 1979 - Relation entre le pouvoir pathogène, l'activité des filtrats de culture et la production de deux glycopeptides chez le *Phialophora cinerescens*. *Rev. de Mycol.*, 43 : 141-148.
- PUJARNISCLE S., 1971 - Étude biochimique des lutoïdes du latex d'*Hevea brasiliensis* Mull. Arg.; différences et analogies avec les lysosomes. *Mem. ORSTOM*, n° 48, 100 p.
- RICKARD J.E., MARRIOTT J., GAHAN P.B., 1979 - Occlusions in cassava xylem vessels

associated with vascular discoloration. *Ann. Bot.*, 43 : 523-526.

- SAUTER J.J., 1972 Respiratory and phosphatase activities in contact cells of wood rays and their possible role in sugar secretion. *Zeit. Pflanzenphysiol.*, 67 : 135-145.
- SAUTER J.J., ITEN W. et ZIMMERMANN M.H., 1973 - Studies on the release of sugar into the vessels of sugar maple (*Acer saccharum*). *Canad. J. Bot.*, 51 : 1-8.
- TIRILLY Y., 1976 Variation sectorielle chez le *Phialophora cinerescens*. *Rev. de Mycol.* 40 : 209-222.
- ZIMMERMANN M.H., 1978 - Vessel ends and the description of water flow in plants. *Phytopathology*, 68 : 153-255.